

中国东北泥炭藓植物的分支系统学分析

何小兰* 敖志文

(东北林业大学林学系, 哈尔滨 150040)

CLADISTIC ANALYSIS OF *SPHAGNUM* IN NORTHEAST CHINA

HE XIAO-LAN* AUR CHIH-WEN

(Department of Forestry, Northeast forestry University, Harbin 150040)

Abstract This paper deals with the phylogenetic relationships in *Sphagnum* using the Wagner Groundplan-Divergence method. The main principle of the Wagner GPD method is grouping based on synapomorphy derived from outgroup comparison and ontogenetic analysis whenever possible. We make use of 21 available characters from gametophytes, estimate plesiomorphic conditions on the principle that characters found in the group under study and in most or all members of related groups are plesiomorphic, while those found only within the group are apomorphic, and finally arrange taxa according to shared derived features. In the Wagner tree diagrams, all characters can be placed on a Wagner tree so that the various relationships in the genus *Sphagnum* can be visualized. The results were as follows:

1. The genus *Sphagnum* can be divided into six sections, i.e. *Sphagnum*, *Squarrosa*, *Acutifolia*, *Cuspidata*, *Subsecunda* and *Polyclada*. They are almost consistent with those derived from classical and numerical taxonomy of *Sphagnum*.

2. In Wagner tree diagrams, Section *Sphagnum* and Sect. *Squarros* were branched earlier, so they are primitive and the other four sections were last branched, so they are derived. *Sphagnum magellanicum* is a rather primitive species, whereas *S. girgensohnii* and *S. fimbriatum* are rather advanced ones in the 14 species of *Sphagnum* investigated.

Key Words *Sphagnum*; plesiomorphy; apomorphy; phylogenesis; Wagner GPD method

摘要 本文运用 Wagner 平面分异法 (Wagner Groundplan Divergence Method), 对中国东北泥炭藓植物 14 个种和 1 变种进行了种系发生的探讨。根据所选出的 21 个泥炭藓不同部位的形态学和解剖学的性状特征, 将其同已知的姐妹群或其它邻近群的同源特征系列中的相应性

* 现在地址: 中国科学院植物研究所, 北京 100093。

Present address: Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100093.

本文承蒙加拿大阿尔伯塔大学 Dale Vitt 教授, 中国科学院应用生态研究所曹同副研究员及东北林业大学周以良教授提供宝贵意见, 谨表谢意。

状做比较并遵从物种的个体发育顺序、类群趋向等标准,确定性状梯度极向,即找出祖征和衍征,以期较系统地、定量地描述泥炭藓属种系发生过程。研究表明,在泥炭藓的 14 种和 1 变种中, *Sphagnum magellanicum* 最为原始, *S. girgensohnii* 和 *S. fimbriatum* 最为进化。

关键词 泥炭藓属; 祖征; 衍征; 种系发生; Wagner 平面分异法

泥炭藓属 *Sphagnum* L. 是林奈于 1753 年以泥炭藓 *S. palustre* L. 为模式种建立的。迄今为止,本属共记载约 200 种,分布于世界各地,以美洲、亚洲东北部和欧洲最为丰富,属沼泽湿生藓类。近两个世纪以来,在我国,对于泥炭藓植物的研究,一直停留于对植物体形状和解剖等方面进行定性描述的分类阶段。我们在对泥炭藓植物进行初步定量研究的基础上(何小兰等 1989),运用 Wagner 平面分异法,对中国东北地区泥炭藓植物的种系发生和亲缘关系加以探讨。并希望本文对研究藓纲的演化有一定的参考价值。

一、材料和方法

材料采自东北地区落叶松湿地和沼泽地,共有泥炭藓标本 200 份,另引用东北林业大学植物标本室 100 余份标本。本文对 14 种及 1 变种泥炭藓进行了分析,其名称与编号见表 1。

表 1 东北泥炭藓种及变种的名称和编号
Table 1 The Latin name and number for 15 *Sphagnum* taxa

编号 No.	名 称 species	标本引证* Vouchers
1	中位泥炭藓 <i>Sphagnum magellanicum</i> Brid.	敖志文 5098
2	毛壁泥炭藓 <i>S. imbricatum</i> Hornsch. ex Russ.	D.H.Vitt 34813
3	泥炭藓 <i>S. palustre</i> L.	D.H.Vitt 34819
4	粗叶泥炭藓 <i>S. squarrosum</i> Crom.	敖志文 3867
5	细叶泥炭藓 <i>S. teres</i> (Schimp.) Aongstr.	何小兰 88125
6	白齿泥炭藓 <i>S. girgensohnii</i> Russ.	敖志文 3154
7	毛叶泥炭藓 <i>S. fimbriatum</i> Wils.	何小兰 8850
8	锈色泥炭藓 <i>S. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr.	何小兰 8861
9	尖叶泥炭藓 <i>S. nemoreum</i> Scop.	D.H.Vitt 34815
10	偏叶泥炭藓 <i>S. subsecundum</i> Nees	何小兰 88160
11	多枝泥炭藓(拟) <i>S. wulfianum</i> Girg.	何小兰 8838
12	喙叶泥炭藓 <i>S. recurvum</i> P. Beauv.	何小兰 8868
13	喙叶泥炭藓变种 <i>S. recurvum</i> var. <i>tenue</i> Klinggr.	
14	弯枝泥炭藓 <i>S. jensenii</i> Lindb.	郑焕能 5101
15	广叶泥炭藓 <i>S. majus</i> (Russ.) C. Jens.	何小兰 88110

* 以上标本均采自黑龙江

在泥炭藓这一单型科一级的系统关系中, Sphagnaceae 植物体叶片具有螺纹加厚的

无色细胞和长形绿色细胞,因这一衍征状态而证明为一单系群。在这一前提下,运用 Wagner 平面分异法,把 *Sphagnum* 内所选出的性状与已知的姐妹群或其它邻近群同源特征系列中的相应特征相比较(郑乐怡 1987),确定其祖征(plesiomorphy)和衍征(apomorphy),根据共同祖先的相对近度(relative recency of common ancestor)对分类群进行归类。具体方法如下:

1. 选出作为分类依据的各个特征。

2. 判断这些特征的极性,确定各分类群中这些性状是属于祖征还是衍征,即确定各性状的性状状态值,凡属祖征状态,其性状状态值均记为 0,衍征的性状状态值记为 1,处于祖征和衍征之间的中间性状状态值记为 0.5,极端性状状态值可记为 1.5 或 2.0(Crum 等,1981)。

3. 根据共同衍征,来判断并确立姐妹群,建立亲缘关系,画出 Wagner 平面分异图。

二、性状分析

在我们所研究的 14 种和 1 变种泥炭藓中,选取 21 个性状作为系统分析的基础,这些性状均来自配子体。我们根据 Henning(1966)和 Ross(1974)提出的几种主要标准来确定性状梯变极向,即找出祖征和衍征。这些标准是:

1. 性状分布标准:如果一个性状分布广泛,那么它很可能是原始的,这是通过外类群比较(out-group comparison)来实现的。这一标准说明,如果状态为外类群所共有,则常认为是祖征状态;如果该状态为外类群所无,而为该类群所独有,则应视为衍征状态。

2. 转变系列对比标准:如果所分析的同—分类群成员之间存在着几组不同的演变系列,则认为这些系列之间是相关的;如果知道一个性状的转变方向,即可推出其它转变系列的方向。例如某一性状祖征状态为 A,中间衍生状态为 A',衍征状态为 A'',成 $A \rightarrow A' \rightarrow A''$ 转变系列时,则可推知同一分类群中的另一组 B 序列,也为 $B \rightarrow B' \rightarrow B''$ 。

3. 类群趋向标准:即在一个大类群中,常在许多亚群中多次出现一些共同的性状演变趋向。在苔藓植物中,叶片角细胞的演变,随着进化的过程,往往是由无角细胞到叶片具角细胞,则前者应视为祖征,后者为衍征。

4. 个体发育顺序标准:在一个物种中,各特征在该物种所存在的单系群中的演变过程,常常在个体发育过程中的时间顺序上得到反映,出现较早的祖征状态常于个体发育中该特征发育的早期显现,越是衍生的状态,在个体发育中出现越晚。

在对性状的分析过程中,我们将泥炭藓亚纲以外的苔藓植物分类群作为外类群加以比较。同时,由于泥炭藓亚纲的形态和生理结构是其它亚纲所不具备的,因此我们也将泥炭藓属内的成员之间加以分析比较,作出祖征和衍征的判断。

性状 A: 植物体大小。我们接受 Eddy(1977)提出的泥炭藓亚纲在整个藓纲中是属于原始类群的观点(Crosby, 1980),如反应在具有拱形的孢原组织,叶状的原丝体和假蒴柄等。在对性状的观察和记录过程中,通过外类群比较,发现泥炭藓植物的活体高度是呈由大到小的演化趋势的。并在高度约为 6cm 时,成为性状梯变极向的临界值。因此,我们认定高度大于 6cm 时的特征为祖征,而高度在 6cm 以下的特征为衍征。

性状 B: 茎皮部细胞层数。泥炭藓亚纲中,植物体茎皮部细胞层数绝大多数是在两层

以上,由属内和外类群比较,并根据性状分布标准,确定具有两层以上的茎皮部细胞数目特征为祖征,具有一层茎皮部细胞数目特征的为衍征。

性状 C: 茎皮部细胞螺旋。(见性状 D)

性状 D: 茎皮部细胞水孔。在泥炭藓植物由湿生向水生的过渡中,由于适应水生环境的结果,其植物体自身结构发生了相应的变化。一些泥炭藓植物茎的皮部细胞出现了螺旋加厚和水孔特征,这一特征无疑是特征演变系列中的进化部分。结合个体发育顺序标准,我们认定茎皮部细胞具螺旋和水孔的特征为衍征,无这一特征的为祖征。

性状 E: 茎叶边缘。(见性状 M)

性状 M: 枝叶边缘。泥炭藓属的茎叶边缘和枝叶边缘存在着两种类型,一种是叶缘细胞与叶片细胞同形,为不分化叶缘;另一种是叶缘细胞与叶片细胞异形,为分化叶缘。我们根据性状分布标准,以及生物构造的发展由简单到复杂的一般规律,确定茎叶和枝叶具有异型细胞特征的,即边缘细胞具有分化特征的为衍征,而叶细胞呈单一状态的为祖征。

性状 F: 茎叶先端状态。泥炭藓亚纲中,大多数茎叶先端圆钝或稍有消蚀现象,这一类型根据性状分布标准应为特征演变系列中的原型,故视为祖征;而茎叶先端以至整个叶缘严重消蚀成不整齐的齿状类型应为一特殊类型,显然为衍征。

性状 G: 茎叶大小。随植物体大小的演变趋势,遵从类群趋向标准原则,茎叶也是呈由大到小的演化趋势。通过观察和度量,将茎叶长度约在 0.7mm、基宽在 0.4mm 这一茎叶大小的特征,作为确定性状梯变极向的临界值,大于这一特征者为祖征,小者为衍征。

性状 H: 茎叶螺旋及水孔。(见性状 I)

性状 I: 枝皮部细胞螺旋。与性状 C 相似,其细胞具螺旋以及茎叶具螺旋和水孔特征的,为衍征,无则为祖征。

性状 J: 顶枝数目。顶枝是泥炭藓亚纲中所独有的,我们发现其数目一般为 1—4。依据性状分布标准,认定顶枝数目为 5—12 个这一特殊性状为衍征;而顶枝数目 1—4 个为祖征。

性状 K: 枝叶形状。泥炭藓属的枝叶形状有阔卵形、阔披针形和披针形,叶的形状除了与植物体大小有关外,还与分布区的生态环境有密切联系。一般生长在气温偏高、潮湿小丘的环境下,泥炭藓的枝叶常成阔卵形或阔披针形;而在气温偏低、水生的环境下,则常成为披针形。因此根据类群趋势标准,并通过外群比较,确定枝叶为披针形这一特征的为衍征,枝叶为阔卵形的为祖征。

性状 L: 绿色细胞横切面形状。泥炭藓植物叶片中的狭长形绿色细胞,其横切面形状有三种类型,即椭圆形、梯形和三角形。根据类群趋势原则,绿色细胞横切面形状为椭圆形者,应视为特征演变系列中的原型,为祖征,绿色细胞的横切面形状呈三角形或梯形者应视为衍征。

性状 N: 枝叶着生方式。在整个泥炭藓亚纲以至藓纲中,枝叶大多数呈对称状着生,将这一特征作为祖征,而枝叶着生偏向一侧则视为衍征,这一结论是根据性状分布标准原则而得出的。

性状 O: 枝叶背面水孔。泥炭藓植物的无色细胞通常具水孔。一般水孔为大形、薄缘类型;另一特殊类型为水孔孔径小,排列密集,厚缘类型。因此按照性状分布标准将后

者确定为衍征,前者则为祖征。

性状 P: 枝叶腹面观。在我们的观察过程中,本属的枝叶腹面,大多数无螺纹消蚀现象,只有极少数近于或呈水生的泥炭藓在其枝叶腹面出现了螺纹消蚀现象。通过性状分布标准和类群趋势原则,将枝叶腹面具有螺纹消蚀特征的,定为衍征,无这一特征的定为祖征。

性状 Q: 绿色细胞位置。在泥炭藓植物中,由于具有绿色细胞和无色细胞交织排列的特殊结构,所以其绿色细胞有时位于中央,或偏于叶片内方或外方。本文认为在泥炭藓亚纲的演化过程中,绿色细胞位置在中央为特征演变系列中的原型。并根据个体发育顺序标准认定,绿色细胞在中央为祖征,而绿色细胞在叶片内方或外方为衍征。

性状 R: 植株性别。在苔藓植物中,一般认为雌雄异株是原始的,而雌雄同株是进化的(斯特里特,1986)。因此确定雌雄异株为祖征,雌雄同株特征为衍征。

性状 S: 叶干燥时状态。大多数湿生泥炭藓植物在叶干燥时,其状态仍保持原形,而几种水生泥炭藓,在干燥时则叶片卷曲。我们认为这种现象是适应环境的结果,是进化的表现,所以确定叶干燥时呈卷曲状态的为衍征,无卷曲、呈平直状态的为祖征。

性状 T: 生境。泥炭藓属植物一般生长在湿生条件下,而在气温稍高的水生环境下也可正常生长,但多形成小的生境,而不形成以泥炭藓为主要植被的大片毡状苔藓群落,在中国东北,本属的分布中心为寒温带大兴安岭,并逐步扩展到暖温带地区,因此其生境的演化趋势是由湿生到水生。

性状 U: 无色细胞壁边缘。绝大多数泥炭藓的无色细胞壁边缘是平滑的。本属只有

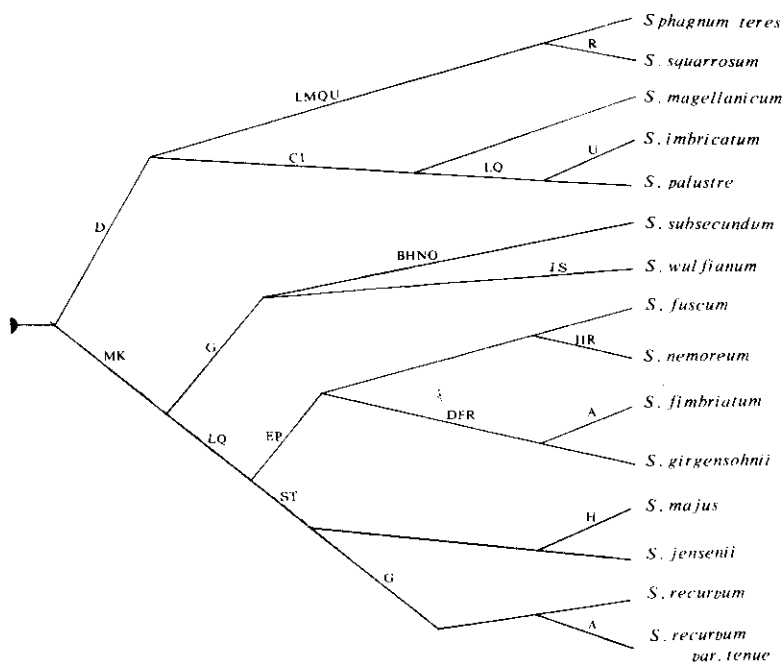


图 1 泥炭藓属分支系统图

Fig.1 cladogram of the genus *Sphagnum*

Table 2 The plesiotypic(—) and apotypic(0.5)(1)states of the 21 characters of *Sphagnum*

[illegible]

续表 2

[illegible]

续表 2

性状状态 Character—States	种 名 Species	<i>S. magellanicum</i>	<i>S. imbricatum</i>	<i>S. palustre</i>	<i>S. squarrosum</i>	<i>S. teres</i>	<i>S. girgensohnii</i>	<i>S. fimbriatum</i>	<i>S. fuscum</i>	<i>S. nemoreum</i>	<i>S. subsecundum</i>	<i>S. wulfianum</i>	<i>S. recurvum</i>	<i>S. recurvum</i> var. <i>tenue</i>	<i>S. jensenii</i>	<i>S. majus</i>
S. 叶干燥时状态 Leaf set when dry		—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	0.5	0.5	1	
平直 / 卷曲 plane / curved																
T. 生境 Habitat		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1	1	
湿生 / 水生 wet / hydric																
U. 无色细胞壁边缘 Margin of hyaline cell walls		—	1	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
无疣 / 有疣 psilate / papillate																
衍征性状状态值 Derived states value		3	6	5	6	5	8.5	10.5	6	7.5	7	5	7	7.5	5.5	7
衍征性状状态 Derived character—states		CDI	CDILQU	CDILQ	DLMQRU	DLMQU	DEFKLMQQR	ADEFKLMQQR	EKLMPO	EHKLMQQR	BGHKMNO	GJKMS	GKLMQST	AGKLMQST	KLMQST	HKLMQST

两种细胞壁具疣, 本文认为这属于后生现象, 即根据个体发育顺序标准, 认定无色细胞壁具疣的为衍征, 反之为祖征。

表 2 表明了各性状祖征和衍征的分布情况。

三、Wagner 平面分异图的绘制

在确定各性状的极性后, 通过表 2, 记录每一分类群的性状状态值, 将每一分类群的性状状态值的总和, 称为分类群的分异系数 (Divergence Index), 即距离共同祖先的度量值。在统计出各性状状态值的前提下, 便可绘出泥炭藓属的种间平面分异图, 方法如下:

1 将各分类群进行分组。按照各分类群所分得的性状状态值, 并依据分类群中的相似性和差异性来划分, 见表 3。用大写字母表示每一个分类群特有的性状状态, 例如, *Sphagnum magellanicum* 可表明所占有的特有性状状态, 即代表该种的进化状态为 CDI,

对于具有中间或极端性状状态的分类群可用小数点符号, 如.5R 或 1.5R, R 代表距离共同祖先的分异程度。由表 3 所给出的各分类群的相似相异程度, 即可画出泥炭藓属种间亲缘关系的远近。

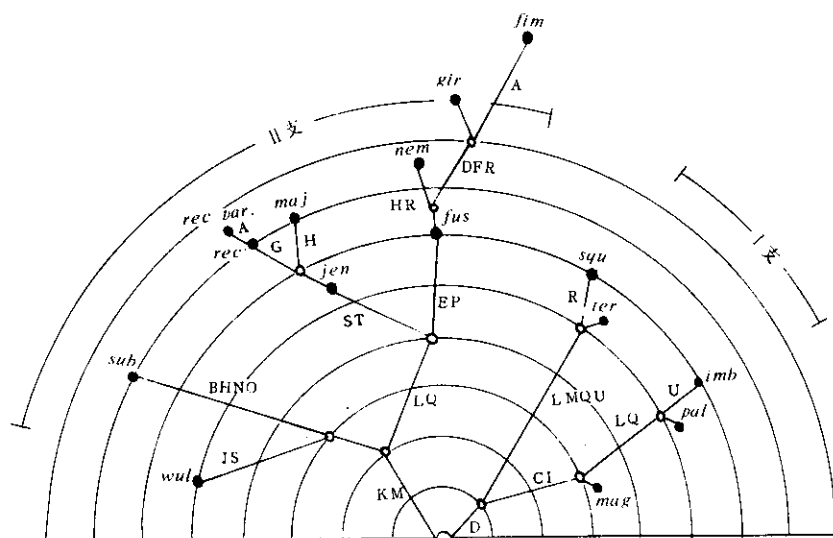


图 2 泥炭藓属的 Wagner 平面分异图
Fig.2 The Wagner Tree of *Sphagnum* species

表 3 泥炭藓植物衍征性状状态分布表
Table 3 The distribution of *Sphagnum* derived characters

种 名 Taxon	衍征性状状态 Derived character states	衍征性状状态值 Derived states value
<i>Sphagnum magellanicum</i>	D · CI	3.0
<i>S. palustre</i>	D · CI · LQ	5.0
<i>S. imbricatum</i>	D · CI · LQ · U	6.0
<i>S. teres</i>	D · LMQU	5.0
<i>S. squarrosum</i>	D · LMQU · R	6.0
<i>S. subsecundum</i>	KM · G · BHNO	7.0
<i>S. wulfianum</i>	KM · G · JS	5.0
<i>S. fuscum</i>	KM · LQ · EP	6.0
<i>S. nemoreum</i>	KM · LQ · EP · H1 / 2R	7.5
<i>S. girgensohnii</i>	KM · LQ · EP · DF1 / 2R	8.5
<i>S. fimbriatum</i>	KM · LQ · EP · D3 / 2FR · A	10.5
<i>S. Jensenii</i>	KM · LQ · 1 / 2ST	5.5
<i>S. majus</i>	KM · LQ · ST · H	7.0
<i>S. recurvum</i>	KM · LQ · ST · G	7.0
<i>S. recurvum</i> var. <i>tenu</i>	KM · LQ · 1 / 2ST · G · A	7.5

四、结论与讨论

从图 2 中所示中国东北地区泥炭藓属 14 个种 1 个变种的分异结果中,不同的种及变种被分成 6 个支序,即将上述 14 种泥炭藓分入属级以下的 6 个组内。这些组是:Section *Sphagnum* (*Sphagnum magellanicum* *S. palustre* *S. imbricatum*); Sect. *Squarrosa* (*S. teres*, *S. squarrosum*); Sect. *Acutifolia* (*S. fuscum*, *S. girgensohnii*, *S. nemoreum*, *S. fimbriatum*); Sect. *Cuspidata* (*S. jensenii*, *S. recurvum*, *S. recurvum* var. *tenue*, *S. majus*); Sect. *Subsecunda* (*S. subsecundum*); Sect. *Polyclada* (*S. wulfianum*)。这一结果同我们曾探讨过的该属的经典分类和数量分类结果完全相同。因此,从新的角度验证了泥炭藓植物分类的客观性。而且用 Wagner 平面分异法还进一步探讨了泥炭藓植物的种系发生过程。

1. 在 Wagner 平面分异图上,由起点(分异系数为 0 的假设祖先)将整个支序图分为两大部分,即 I 支和 II 支。从该图中,我们看到 I 支是泥炭藓属内较早分化出的一支。I 支内的 5 种泥炭藓与 II 支内的 8 种及 1 变种组成了第一级姐妹群。通过比较性状分析的结果, I 支的衍征数目少于 II 支,而其祖征数则多于 II 支,因此我们认定 I 支是较为原始的,而 II 支则相对进化。

在 I 支内, *Sphagnum magellanicum*, *S. palustre* 及 *S. imbricatum* 与另外两种 *S. teres* 和 *S. squarrosum* 组成第二级姐妹群。在该姐妹群内,经过祖征和衍征数目的比较,得到衍征数目少的 *S. magellanicum* 是最原始的,而在此基础上,由 *S. imbricatum* 和 *S. palustre* 形成的第三级姐妹群是较原始的。二者的亲缘关系较近;而另一支由 *S. teres* 和 *S. squarrosum* 组成的第三级姐妹群由于具有较多的衍征数目,因此是较进化的,并且两者的亲缘关系密切。

2. 在 II 支内, *S. subsecundum* 与 *S. wulfianum* 同其它 9 种(变种)组成了二级姐妹群。从图 2 中可看到,由前两种 *S. subsecundum* 和 *S. wulfianum* 组成的分支是分化较早的,即较原始的,二者虽具有共同祖先,但随着演化进程的发展,其亲缘关系逐渐疏远。这便验证了我们将该两种分别归为两个组的结论;另一方面我们看到,由亲缘关系较近的 *S. jensenii*, *S. recurvum*, *S. recurvum* var. *tenue* 和 *S. majus* 与另外四种 *S. fuscum*, *S. nemoreum*, *S. girgensohnii* 及 *S. fimbriatum* 组成了第三级姐妹群。这是泥炭藓属系统发生过程中最晚分化出的分支。因此,群内的种及变种均是较进化的。在由前四种组成的分支内, *S. majus*, *S. recurvum* 和 *S. recurvum* var. *tenue* 组成了第四级姐妹群。其进化顺序为: *S. jensenii* → *S. majus* → *S. recurvum* → *S. recurvum* var. *tenue*; 而在另一分支内,除了由 *S. nemoreum*, *S. girgensohnii* 和 *S. fimbriatum* 组成第四级姐妹群外, *S. girgensohnii* 和 *S. fimbriatum* 组成了第五级姐妹群,因此该分支的进化顺序为: *S. fuscum* → *S. nemoreum* → *S. girgensohnii* → *S. fimbriatum*。而 *S. girgensohnii* 和 *S. fimbriatum* 在泥炭藓属内分化较晚,相对来说较为进化。

我们试图收集有关藓类植物的化石资料,利用其所提供的时间顺序和范围,得到真正的种系发生过程。但至今所发现的藓类化石,大多为第四纪的化石记录。另一方面,大多数化石证据不完整。因此,运用化石证据探讨种系发生过程目前还为时过早(Crosby

1980)。

本文借助于现有的分类单位,作为泥炭藓的分类和种系发生的基础,试图对泥炭藓属的部分种系发生过程予以系统的、定量的描述。随着今后研究工作的进一步深入,有可能结合细胞遗传学、孢子体的超微结构、繁育系统及化学成分等方面的研究成果,以期得到较客观的泥炭藓类植物及其它苔藓植物种系发生的推论。

参 考 文 献

- [1] 辽宁省林业土壤研究所, 1977: 东北藓类植物志, 科学出版社, 20—40页。
- [2] 石铸、李娇兰、曾建飞译, 1986: 植物分类学简论, 科学出版社。
- [3] 吴鹏程译, 1987: 藓类植物的多样性与亲缘关系, 生物科学参考资料, 第二十二集, 科学出版社, 211—224页。
- [4] 何小兰、敖志文, 1989: 泥炭藓植物数量分类的研究, 植物研究, 9(4): 135—144。
- [5] 郑乐怡, 1987: 动物分类原理与方法, 高等教育出版社, 130—178页。
- [6] 周明镇、张弥曼、于小波等译编, 1983: 分支系统学译文集, 科学出版社。
- [7] Cao, T. and D.H.Vitt, 1986: A taxonomic and phylogenetic analysis of *Grimmia* and *Schistidium* (Bryopsida; Grimmiaceae) in China. *Journ. Hattori Bot. Lab.* 61: 123—247.
- [8] Churchill, S.P., E.O. Wiley and L.A. Hauser, 1984: A critique of Wagner Groundplan-Divergence studies and a comparison with other methods of phylogenetic analysis. *Taxon* 33(2): 212—232.
- [9] Crum, H.A. and L.E. Anderson, 1981: Mosses of Eastern North America. Columbia University Press, New York. Vol 1: 21—66.
- [10] Eddy, A., 1979: Taxonomy and Evolution of *Sphagnum* in Clarke, G.C.S. and J.G. Duckett (eds.). *Bryophyte Systematics. The Systematics Association. Special Volume, 14*: 109—121.
- [11] Smith, A. J.E., 1978: The moss of Britain and Ireland. Cambridge University Press. Great Britain. 37—78.